云 南 植 物 研 究 1995; 17 (4): 359—379
Acta Botanica Yunnanica

杜鹃属植物区系的研究*

方瑞征 闵天禄

（中国科学院昆明植物研究所，昆明 650204）

摘要 已知世界杜鹃属（*Rhododendron*）植物约 967 种（种下分类等级未计算在内）。本文基于植物区系学的观点，讨论了属内 8 个亚属：常绿杜鹃亚属、杜鹃亚属、马银花亚属、映山红亚属、羊踯躅亚属、云间杜鹃亚属、纯白杜鹃亚属、异蕊杜鹃亚属的系统位置、分布式样。分析了系统发育和地理分布上的时间、空间关系。

认为常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属是在本属植物起源后的早期阶段就沿不同途径迁徙、繁衍的两个演化枝。自第三纪以来，它们的性状发展多样，种系高度分化。在现存类群中最具原始性状的亚属是常绿杜鹃亚属，这个亚属的云锦杜鹃亚组 Subsect. *Fortunea*，耳叶杜鹃亚组 Subsect. *Auriculata* 保持较多原始性状。

种的分布遍及欧洲、北美洲、亚洲、大洋洲（有 1 种），东亚种类最多，马来西亚次之。中国-喜马拉雅地区既是多度中心又是多样化中心，马来西亚仅是多度中心。大多数种为地方特有性分布，特有现象十分突出，东亚和马来西亚的特有种共约 862 种，占种总数的 89%以上。中国有 6 个亚属（*Candidastrum, Mumeazalea* 不产）约 562 种，其中特有种约 405 种。

分析第三纪的化石记录，杜鹃属在全球分布的时间、地点，杜鹃属保持原始或古老性状的类群的现代适生地，认为中国西南至中国中部最有可能是杜鹃属植物的起源地，始祖类群起源的时间会是在晚白垩纪至早第三纪。

讨论了杜鹃属在第三纪至第四纪向北半球北部的传布，向亚洲西南、亚洲东南和向东亚的传布以及向大洋洲的传布。从杜鹃属在全球传布的现象和途径，看来现代分布格局形成的原因取决于三方面的因素：时间和空间历史对植物繁衍、传播有着重要制约作用，并受制于植物种系自身具有的遗传性和对环境强烈变化的反应能力。

关键词 杜鹃属，植物区系，地理分布，演化，起源与散布

THE FLORISTIC STUDY ON THE GENUS RHODODENDRON*

FANG Rui-Zheng, MING Tien-Lu

(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract *Rhododendron* is a largest genus which is now known at least 967 species in the family Ericaceae in the world and about 562 species in China (exclude the infraspecific taxa). On the basis of the viewpoint of the florology, the systematic positions and the distributional patterns

*此项研究工作为国家自然科学基金重大项目“中国种子植物区系研究”（9390010）的子课题之一。

This branch project is a part of the great item, namely, The Floristic Study on the Chinese Seed Plants (9390010) supported by the National Natural Science Foundation of China.

1995-01-11 收稿, 1995-03-23 修回

among 8 subgenera (namely, *Hymenanthes, Rhododendron, Azaleastrum, Tsutsusi, Pentanthera,Therorhodion, Candidastrum, Mumeazalea*) are discussed and the relationships between phylogeny and the geographical distribution are analysed. It is can be shown that the subgenus *Hymenanthes* and subgenus *Rhododendron* are two evolutional branches which despersed and multiplied by the different way in early period of the origin of this genus. Ever since the Tertiary period, specific characters of this two subgenera has developed highly, therefore the species diversities are remarkable, the number of species attains 80% of the world's total. Primitive characters occur in svevral subsections of *Hymenanthes,* especially in subsect. *Fortunea* and *Auriculata.*

The distributional regions of species spread widely in Europ, North America and Asia, one species far reaching Qeensland in Australia. Sino-Himalayan is both the centre of abundance and the centre of diversity in this genus, but Malaysia is only a centre of abundance. Most species of the *Rhododendron* are local endemic species, the endemism is conspicuous, for example, about 862 endemic species are common in East Asia and Malaysia, more than 89% of the species total. Excluding the subgenera *Candidastrum* and *Mumeazalea* there are six subgenera in China, out of a total 562 species, 405 endemic species are found.

By analysing the fossil records of thd Tertiary period, the times and areas of world wide distributions of the *Rhododendrons* and the adaptive environments of living primitive taxa, it can be regarded that the southwest to central region of China is quite possible the location of its origin, the ancestral primitive *Rhododendrons* might to be originated during the Cretaceus to early Tertiary period.

The dispersive channels towards the north part of Northern Hemisphere, towerds the east, southeast and southwest parts of Asia and towards Australia are discussed. The reasons of formation of the modern distributional patterns depended mainly on three aspects, the multiplication and the dispersal of *Rhododendrons* are restricted in historical development of the times and spaces and are also restricted in the genetic material of taxa themselves and their reaction capacity to cope with changed environments.

Key words *Rhododendron,* Flora, Geographical distribution, Phylogeny, Origin and dispersal

广义的杜鹃花科（Ericaceae）为包括鹿蹄草科（Pyrolaceae）、水晶兰科（Monotropaceae）、越桔科（Vacciniaceae）及主产于大洋洲的 Epacridaceae 在内的约含 125 属 3500 余种的大科。杜鹃属是杜鹃花科中种类最多、特有性极强的大属。1930 年英国杜鹃协会出版的《The Species of *Rhododendron*》一书首次汇集了当时已经发表的种类共 850 余种。自那以后，中、外学者们仍未曾中断对该属的分类学研究，各地区性植物志陆续出版，著述不断发表，已记载的种名有些作过修订，新分类群时有发表，因此种数和种名有较多变动。本文对迄今所能收集到的种类进行了较为详尽的统计和分析，结果表明，全世界已知杜鹃属种类约 967 种（未计算种下分类单位在内）。

杜鹃属植物广泛分布于欧洲、亚洲、北美洲，大洋洲仅见 1 种，非洲和南美洲不产（详见表 1，2）有 2 种进入北极区，即杜鹃亚属的 *R. lapponicum*，云间杜鹃亚属的 *R. camtschaticum*，形成属分布区的北缘，此界线大致在北美阿拉斯加下育空河谷和北美的格陵兰东部，约北纬 65° 或更北一些地方；属分布的南界因有杜鹃亚属的 *R. lochae* 越过赤道达南半球的昆士兰，约南纬 20°，但不进入太平洋区系范围（图 1）。在垂直分布方面范围也是广泛的，可见于从低海拔至高海拔的各个植被带内，大部分种类出现

于海拔 1000—3800 m 间的亚热带山地常绿阔叶林、针阔叶混交林、针叶林或海拔更高一些的暗针叶林，上达树线附近往往形成杜鹃苔藓矮曲林，树线以上，某些高山种自成群落，形成种类单一、浩瀚无垠的杜鹃矮灌丛，现知分布得最高的杜鹃为雪层杜鹃 *R. nivale*，达海拔 5500 m；在东南亚各岛屿杜鹃大多生于热带山地季风常绿阔叶林或亚高山苔藓林或灌丛草地，附生种类很多，极少数种还出现于接近海平面的低地、海岸岩石上或附生海岸红树林间。本属植物多生于酸性森林腐殖土或泥炭质土壤，但在中国西南部或新几内亚等地也能见到一些种类生于石灰岩上。从杜鹃属在全球的分布来看，这个属有着较强的扩展分布的能力，也有较强的适生力，然而从一个地区特有种的数量和密度来看，种系则又是狭域分布的，种的生态习性又是狭生态幅的，例如在云南西部、西北部等地的杜鹃，种类往往总是随植被带的垂直交替而异。这一生物学特性大概是本属植物种系分化强烈的内在因素。

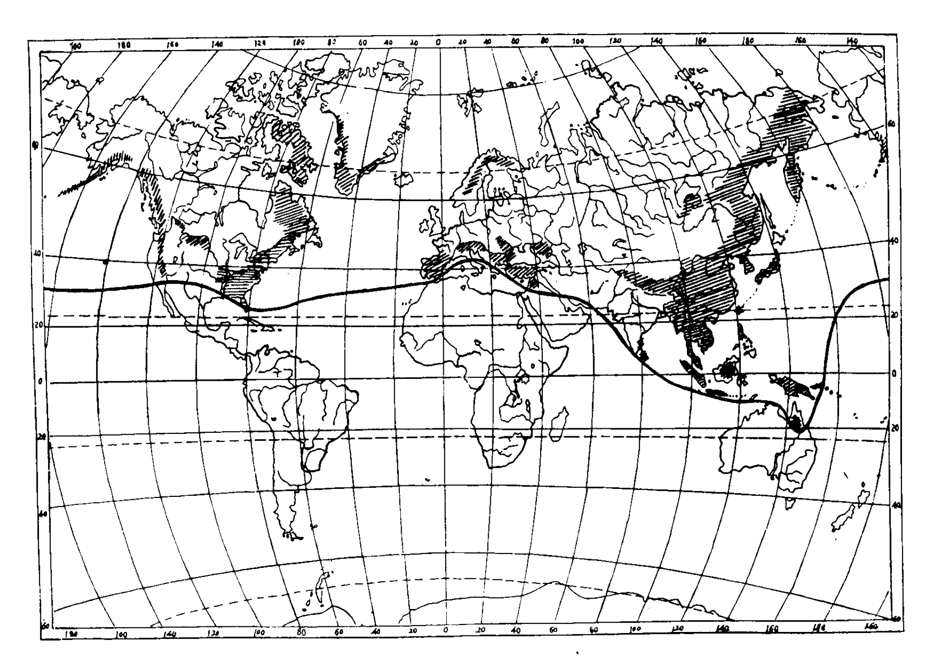


图 1　杜鹃属的世界分布区

Fig.1　The world range of genus *Rhododendron*

一、属下各分类群—亚属的系统位置，进化关系及其分布式样

关于杜鹃属的分类系统，自 Maximovicz (1870), Copeland(1943), Hutchinson(1946), Sleumen(1949, 1980)等人先后提出以来，研究和讨论仍在继续之中，近代在生化、染色体[1,2]、毛被及鳞片[3]、叶片解剖学[4]、茎节维管束解剖[5]、种子和子叶类型[6]等方面取得的研究进展运用于亚属、组、亚组的系统进化的研究几乎没有停止过，学者们在致力于建立一个自然的令人信服的系统。我们在《杜鹃属的系统发育与进化》[7]一文中也曾进行过这方面的讨论，在此我们以植物区系学的观点，将时、空和演化的关系加以阐述，以补充对这一问题的讨论。文中采纳了新近一个时期将本属分为 8 个亚属的观点[8]。

1. 常绿杜鹃亚属 Subg. Hymenanthes (Bl.) K. Koch

约 295 种，分属 1 组，24 亚组。绝大多数种局限在中国西南部至东喜马拉雅地区。常绿杜鹃亚组（一）(12) 是分布最北的类群；树形杜鹃亚组（一）(14) 有 1 个种在印度南部和斯里兰卡分化出 2 亚种

R. arboreum subsp. *nilagiricum*, subsp. *zeylanicum* 是亚属分布最南的种；露珠杜鹃亚组（一）（11）中的 *R. wrayi*, *R. korthalsii* 和 *R. irroratum* subsp. *kontumense* 是分布最东南的种（图 2）。

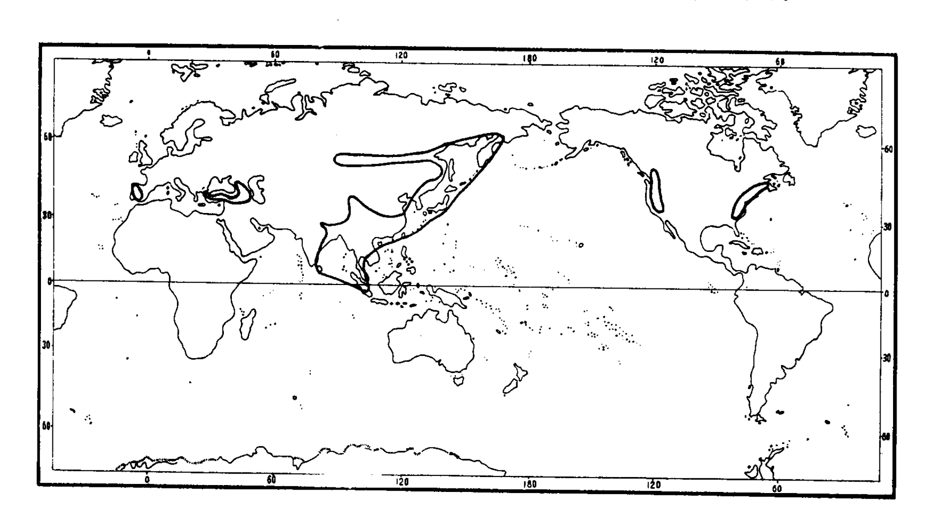


图 2 常绿杜鹃亚属的分布区

Fig.2 The range of *Rhododendron* subgen. *Hymenanthes*

这是一个种类丰富，形态特征尤其是毛被发育多样化的复杂类群。是现存类群中最具原始性状的亚属，根据是习性上为乔木或大灌木，叶常绿，革质，通常宽大，无毛或有各式毛被，表皮细胞（2—）3 层，不分化，表面无乳突，有贮水组织，茎节解剖为复合三叶隙或三叶隙的结构，顶生总状花序，花显著大，花基数不稳定，花冠裂片 8，7，6，5，雄蕊 22，16，14，12，10，子房 20 室至 5 室，种子有狭翅，染色体全为 2 倍体（2n＝26）。但对本属植物演化轨迹另有不同观点[3, 12]，主要不同点是：单毛或具腺短毛→鳞片或扁平刚毛，群集地有时分枝毛，具腺长毛；单叶隙→三叶隙；雄蕊 10 枚→雄蕊多于 10；子房 5 室→室数增多；鲜红色花→黄、紫、白、淡红色。此外还认为植物化学特征中的黄酮类成分的减弱，表皮细胞层数的增加都是进化特征，并认为黄酮类的存在，花青素的类型和有两层表皮细胞的存在可能属于多元发生，照此观点，认为大叶杜鹃亚组（一）（3）*Grandia*、杯毛杜鹃亚组（一）（4）*Falconera* 和大理杜鹃亚组（一）（15）*Taliensia* 是进化类群；火红杜鹃亚组（一）（22）*Neriiflora* 和蜜腺杜鹃亚组（一）（24）*Thomsonia* 是原始类群。H. A. Seithe[3] 以毛被类型的组合在属和亚属之间创造了三个"联合亚属 Chorus subgenerum, 命名为 1) Chorus subgenerum *Rhododendron* (有鳞), 2) Chorus subgenerum *Nomazalea*（具单毛的一类杜鹃），3）Chorus subgenerum *Hymenanthes*（无鳞，常绿），并认为 *Nomazalea* 尽管不能认为是另两个联合亚属的直接祖先，但它是原始类群，*Rhododendron* 和 *Hymenanthes* 是衍生类群。我们不赞同用毛的类型作为仅次于"属"的等级的分类依据，因为鳞片和复杂的毛被类型虽是来源于简单的毛被类型，然而毛被是演化过程中外部形态的一类特征，是衍生性状，晚发生于植物内在特征和有性器官的特征，况且毛的类型在杜鹃属中各分类群的存在也比较复杂，如 *Hymenanthes* 这个类群，毛被类型多种多样，往往营养体和有性器官被有不同的毛被，也同样有被单毛的种类，如露珠杜鹃亚组 Subsect. *Irrorata*.叶隙类型的古老型或进化型的研究，也存在相对立的、各自又都有充分证据的观点。从综合性状考虑，我们支持三叶隙→单叶隙，花的颜色在双子叶植物里有许多表明淡色花是原始的例子。我们更不能赞同火红杜鹃亚组和蜜腺杜鹃亚组是原始类群，这是两个分布区集中于西藏、云南、缅甸东北、印度东北，生于高海拔地区的类群，不少种类分布树线以上，花基数稳定，雄蕊 10 枚，子房 5 室，显然是后发生的进化类群。

本亚属中保持最多原始性状的类群是云锦杜鹃亚组（一）(1) *Fortunea* 和耳叶杜鹃亚组（一）(2) *Auriculata*,最有可能是本属的原始类群，它们是中、低海拔的亚热带常绿阔叶林中的常绿乔木或小乔木，叶片宽大，脉序粗壮，花序多花，花序轴多少伸长，花基数多且不定，节部复合三叶隙，分布西南山区，并向华中、华南、华东扩展，西达东喜马拉雅。推断本属植物的早期系统演化，无毛或具短腺的云锦杜鹃亚组向东分布，演化了被腺头刚毛或刚毛的耳叶杜鹃亚组，向西演化了被绒毛或杯状毛被的大叶杜鹃亚组（一）(3) *Grandia* 和杯毛杜鹃亚组（一）(4) *Falconera* 这两个同样具有原始性状的类群，有复杂而特化的毛被，看来是在早期演化阶段在某特定地理条件下，例如从低海拔向高海拔推进或物种遗传中的突变，毛被的复杂化并不能表明它们是处于进化的高级阶段。

2. 杜鹃亚属 Subg. Rhododendron

约 498 种，分属 3 组，34 亚组。种的分布几遍及属的分布区。亚属内最大的一类是（二）2.越桔杜鹃组 *Vireya*，约 300 种，占全亚属的 60.2%，其中约有 287 种[10]分布马来西亚地区，新几内亚岛拥有最多的种，约 167 种，加里曼丹岛约 46 种，1 种分布到澳大利亚，1 种向西至喜马拉雅地区（尼泊尔、锡金、不丹、印度大吉岭），10 种产中国，3 种产越南，其余种类分布在太平洋—印度洋之间诸岛上，构成了这个地区岛屿植物区系中的新兴成分。本亚属的高山杜鹃 *R. lapponicum* 和云间杜鹃亚属的 *R. camtshaticum* 共同形成了杜鹃属环绕北极圈的分布界限。分布北美的仅（二）(7) 北美杜鹃亚组 *Caroliniana*，含 1 种 1 变种，沿阿巴拉契亚山脉分布，南至佛罗里达；分布欧洲的仅（二）(10) 杜鹃亚组 *Rhododendron*，含 3 种。唯亚洲拥有最丰富的类群和种，与常绿杜鹃亚属组成了杜鹃属的主体。

本亚属以有"鳞片"为特征组成了一个和其它亚属有明确界线但特征分化极为多样的类群，是本属植物起源后的早期阶段即分化出来独立发展的一支，沿不同途径迁徙繁衍，从东南亚热带山地至北极圈达到本属中最为宽阔的分布区（图 3），显然是一个第三纪以来高度发展的类群。本亚属在演化水平上是比较高的，尤其表现在那些发生较晚近的高山类群，雄蕊数减少并趋于稳定，10—5 枚，子房 5 室，茎节几乎全为单叶隙结构，一此类群存在多倍体种。

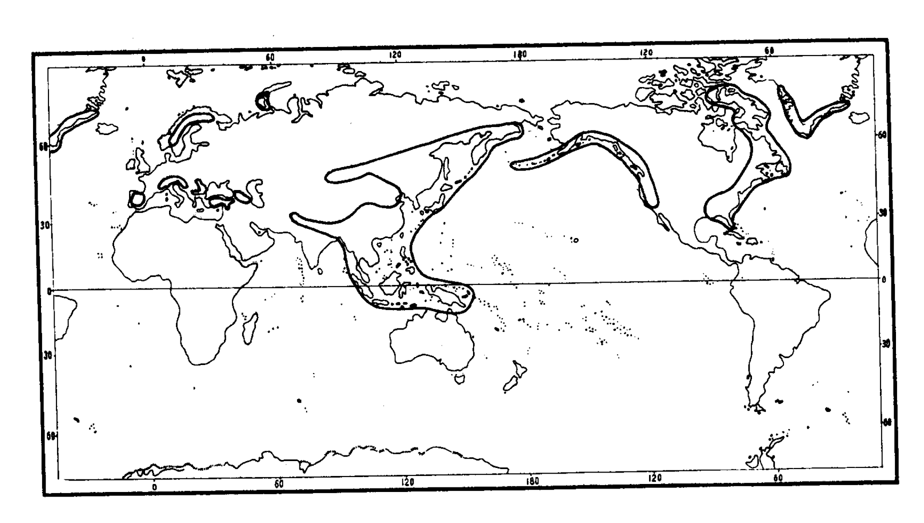


图 3 杜鹃亚属的分布区

Fig.3 The range of *Rhododendron* subgen. *Rhododendron*

染色体资料表明，与常绿杜鹃亚属大为不同的是存在许多多倍体种。尽管二倍体种广泛存在于（二）(1) 泡泡叶杜鹃亚组，（二）(2) 有鳞大花亚组的部分种，（二）(7) 北美杜鹃亚组，（二）(8) 糙叶杜鹃亚组，（二）(9) 高山杜鹃亚组的部分种，包括分布至北极圈的 *R. lappouicum*, （二）(10) 杜鹃

亚组，(二)(17) 帚枝杜鹃亚组，(二)(18) 照山白亚组，(二)(19) 黄花杜鹃亚组，(二)(20) 茶花杜鹃亚组，(二)(24) 鳞腺杜鹃亚组，(二)(26) 毛枝杜鹃亚组，(二) 3.髯花杜鹃组，但一些亚组则有多倍体，如(二)(9) 亚组中有 2x，4x，6x，第(二)(2) 亚组中有 2x，4x，6x，12x，(二)(6) 亮鳞杜鹃亚组有 4x，6x，8x，(二)(15) 朱砂杜鹃亚组有 6x。研究染色体的倍性和类群的系统演化、地理分布间的关系，已做过不少工作[2, 9]，对杜鹃属这样种类众多的复杂类群来说，一时尚不能准确地作出回答，但可以认识到一些趋势；i) 分布高纬度地带（亚洲东北、欧洲、北美洲）的第(7)，(10)，(11)，(18) 亚组的种几乎全是二倍体（仅有 1 种例外）；ii) 多倍体集中出现在较低纬度的中国西南山区至东喜马拉雅，分布锡金、不丹的种没有 4x，而有 6x，2x，分布阿萨姆、缅甸东北的种也只有 6x，2x；iii) 多倍体的出现与垂直高度有一定关系，分布中、高山的(二)(6) 亮鳞杜鹃亚组有 4x，6x，8x，却无 2x，常见于高海拔山区的(二)(9) 高山杜鹃亚组和(二)(5) 三花杜鹃亚组中多倍体种多于二倍体种，第(二)(5) 亚组中的二倍体种不出现在 3000m 以上；iv) 还发现在同一类群中早开花的是二倍体种，晚开花的是 4 倍体种。说明多倍体的发生和多变的生境关系很大，多倍体种的出现反应了自然环境的急剧变化和新物种的发生和形成。热带东南亚的杜鹃染色体也曾做过研究，初步说明几乎是同一类型，继 E. K. J. Ammal 等人（1950）做了 4 种（东南亚 3，澳大利亚 1）都是 2n＝26 之后，K. Joes & C. Brighton[9] 又做了 33 个个体的染色体，大多产于新几内亚，一些种也生于高海拔，除 1 种外全为 2n＝26。这些工作又可说明染色体与环境的关系，这一地区染色体的同一性与杜鹃迁入以来岛屿生境已较少变动的因素有关。

这一亚属中的有鳞大花亚组 Subsect. *Maddenia*，泡泡叶杜鹃亚组 *Edgeworthia* 的种类还保持了常绿杜鹃亚属的亲缘关系，如 *R. maddenii* 种群中雄蕊变异在 15—27 枚之间，子房 10—12 室，叶片厚革质，体态在有鳞类中是最大型的，习性为大灌木或小乔木，又如 *R. edgeworthia*，小枝和叶背面密被松软的黄褐色厚绵毛。鳞片为毛被所覆盖，这是有鳞杜鹃中唯一有厚毛被的类群，和常绿杜鹃亚组的某些类群有同源特征。从这一亚属的分布区和特征演化看来，具有较高的演化水平，但起源是古老的。目前还没有找出和其他亚属的现存类群间可靠的亲缘关系，可以说在本亚属的演化历史中，一些古老的始祖类群在第三纪以来全球性自然界物种变迁中已经灭绝，结果是联系亲缘关系的“链”缺失。

该亚属中有 3 个亚组是典型的喜马拉雅特有类群，(20) 茶花杜鹃亚组，(25) 辐花杜鹃亚组，(13) 草莓花杜鹃亚组，都是单型亚组，分别和(19) 黄花杜鹃亚组，(24) 鳞腺杜鹃亚组，(9) 高山杜鹃亚组有近缘关系，它们是从各自相近的类群在喜马拉雅特殊的自然条件下特化而来。

有鳞类在马来西亚地区仅有越桔杜鹃这一单一类群，但在这里，种系分化近乎爆破式的，处在演化的活跃时期。与东南亚大陆相距最近的加里曼丹岛的山系升起的年代不超过 100 万年[14]，相当于更新世后期，可见杜鹃区系是年轻的，却有与之不相称的种数，而且那些高海拔种仍有一种产生新种的潜能；新几内亚岛上山地形成的时间也较晚近，中新世时约达 1500 m 高度，现今山系的高度不过成于更新世时。最后一次冰期时森林线下降到 2300 m 左右，而现今树线可达 4000 m，因此这里的现代亚高山森林成分代表了冰期后仅仅在最近几千年才发展起来的成分的综合，不能说是一些稳定的成分，杜鹃古孢粉记载表明，较高海拔的新几内亚杜鹃区系并不是一个静态区系，经鉴定渐新世-中新世的山地成分与上新世-更新世的相当不一样[10]，而现代种类又有不同程度的生态型，广布种则很少；在苏拉威西-马鲁古群岛，整个陆地面积虽不小，但海拔 2000 m 以上的山区面积却很少而且分散，大面积的是 1000 m 以上，在马来西亚地区 3000 m 以上的高山大多数是活火山，因此苏-马岛上亚高山杜鹃种类较少，还由于间冰期部分地区可能显著干燥。然而这里的杜鹃种类仍不贫乏，34 种杜鹃有 28 种为当地特有。马来西亚地区高度的岛屿特有现象反映越桔杜鹃组这一后发生的新兴类群较少保守的遗传性，在那些植物尚未饱和，已为深海隔离的岛屿上，在新上升的山区有较强的扩大分布的能力。这个组的传布迅速还与种子小而多有关，许多种类是附生的，种子两端有尾或周围有狭翅，很空易被风携走，尤其是附生于大

树树冠的种类更有可能。马来西亚地区种类的多样性还可能与杂交、传粉有关。据观察，加里曼丹岛上的自然杂交现象是很普通的，尽管在大量居群中，杂交种可能又是偶见的，杂交种常常作为正常种来描述。另外，多种多样的花冠类型和花的颜色是和传粉作用相适应的，这一地区的传粉有蜂鸟、蜜蜂、蝶类、蛾类，通常蛾类对具长花冠管的白色花杜鹃进行传粉，而多种蝴蝶则喜欢短花冠管、鲜红或橙色花杜鹃[14]，所以看来这里的植物区系和动物区系间不无相关性。上述讨论说明马来西亚地区杜鹃区系是年轻的区系，种类虽多，分类群的可分等级却比较简单。这里杜鹃区系的来源可以追朔到中国西南山区，是东亚起源的，这里种以上分类群如亚组、组、亚属均与中南半岛、中国西南山区共有，杜鹃亚属已如上述，常绿杜鹃亚属中仅（一）（11）露珠杜鹃亚组有 3 个种的记载，均为该地区特有，马银花亚属中仅有 1 个种的记载（原记录有 2 种，后来的作者将另一种作了归并），且与东亚共有，映山红亚属和羊踯躅亚属在这个地区出现的仅 1 种 *R. subsessile*，其余全是栽培种[11]。因此马来西亚地区是本属的次生分化中心，也是第二个多度中心。

3. 马银花亚属 Subg. Azaleastrum Planch.

约 31 种，分属 2 个组[16]。这是一个东亚分布的类群，北达日本疏球、本州，南达中南半岛，1 种到达马来半岛，南、北之间有我国华东、华中、华南、西南及台湾，种类集中在西南、华南，全部种的分布生境为常绿阔叶林带。本亚属的丝线吊芙蓉 *R. moulmainense* 的分布区代表了亚属广阔的适生地，分布我国西南、华南、台湾、海南、日本，西至印度阿萨姆，南沿中南半岛达马来半岛（图 4）。

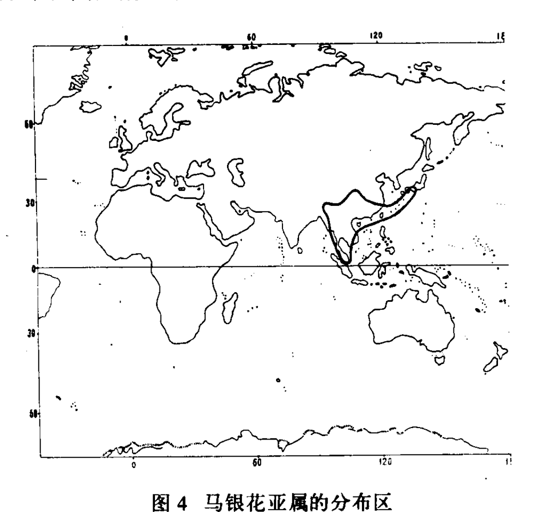


图 4 马银花亚属的分布区

Fig.4 The range of *Rhododendron* subgen. *Azaleastrum*

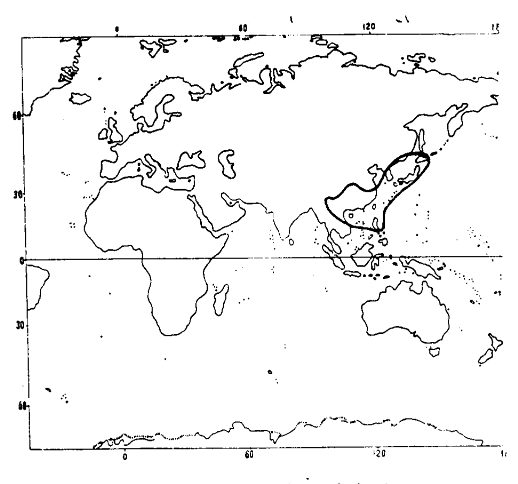


图 5 映山红亚属的分布区

Fig.5 The range of *Rhododendron* subgen. *Tsutsusi*

W. Spethmann 根据长蕊杜鹃组 Sect. *Choniastrum* 的子叶叶脉复杂和被毛，成长植株被单毛（常常表现在子房上），雄蕊 10 枚，子房 5 室，有单一和复合的节解剖特征，花常有红色，把马银花亚属的系统位置作为杜鹃属的基础类群[12]。但我们认为这是一个具中等演化水平的亚属。这一亚属全部为常绿灌木或小乔木，生境和分布区都显示其古老的保守性，但节部解剖有居间型叶隙，即介于复杂叶隙→单叶隙之间，显示其从常绿杜鹃亚属向马银花亚属演化的痕迹，雄蕊 10—5，子房 5 室，花序腋生，花数朵至 1 朵都显示了它的进化性质。

4. 映山红亚属 Subg. Tsutsusi (Sweet) Pojark.

约 113 种，分属 2 个组[13]。这也是一个东亚分布的类群（图 5），30 种、变种产日本，自此向南，在中国的中部、东部至台湾这一范围内种类最为丰富，约有 82 种，再向南种类渐少，中国西南种类也较

少，西藏则不产，3种见于中南半岛至菲律宾吕宋岛，有1种 *R. arunachalense* [13] 新发现在印度东北，这一孤立分布的种与越南的 *R. saxicolum* 亲缘可能相近。

这一亚属和马银花亚属可能是并行演化的，两个亚属有相似的分布区，生境也是低、中山常绿阔叶林地带，但映山红亚属的分布向北更为扩展，在日本形成了又一个发展中心，这一类群在从亚热带的起源地向北部暖温带的过渡中，获得了习性上的变异，由常绿变落叶或半落叶，半落叶种出现二型叶，春生叶大，凋落，夏生叶小，宿存。两个亚属还有其他特征相似，植株无毛或被单毛，不过映山红亚属为扁平刚毛，稀有腺毛，子房5室，雄蕊10—5（稀4或12），两亚属的重要分异在于映山红亚属花芽顶生，马银花亚属花芽腋生，所以它们是早期就从原始类群分化后平行演化的两支。本亚属节部解剖发现有中心叶隙分枝，显示了和常绿杜鹃亚属的联系，很可能与（一）(2) 耳叶杜鹃亚组，（一）(7) 麻花杜鹃亚组较接近。

5. 羊踯躅亚属 Subg. Pentanthera (G. Don) Pojark.

约26种。这是北温带分布的类群（图6），东亚7种，中国2种：羊踯躅 *R. molle* 广布长江流域各省，北至豫、皖、南至湘、鄂、粤、闽、黔，大字杜鹃 *R. schlippenbachii*，分布东北亚，我国产在满州里；日本6种；北美18种，主产北美东部，沿阿巴拉契亚山脉分布，1种孤立在东欧至高加索。

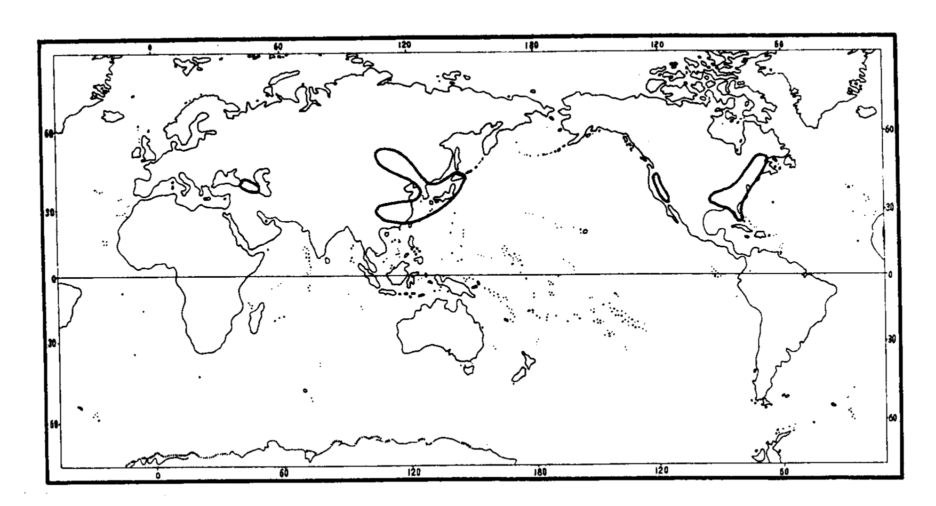


图6 羊踯躅亚属的分布区

Fig.6 The range of *Rhododendron* subgen. *Pentanthera*

此亚属全为落叶灌木，枝条被刚毛、柔毛或无毛，花序顶生，雄蕊10—5，子房5室。显示与映山红亚属亲缘最近，是从中进化而来的一分支，主要区别在于映山红亚属的花、叶出自同一顶生芽，植物化学分析还表明，全部种含棉黄素（gossypetin），大多数种含香豆素（coumarins），但不含杨梅黄素（myricetrin），羊踯躅亚属则不含棉黄素也不含香豆素，马银花亚属含棉黄素和杨梅黄素，大部分种含香豆素 [8]。据胡梅、肖培根 [15] 认为含棉黄素和杨梅黄素是原始性更强的标志，因而植化成分也提供了羊踯躅亚属的进化性的依据。羊踯躅亚属和常绿杜鹃亚属一样，花出自顶芽，新的营养枝出自侧芽。通过羊踯躅亚属的伞花杜鹃组 Sect. *Sciadorhodion* 和映山红亚属的短萼映山红组 Sect. *Brachycalyx* 的特征相似性，如均为落叶灌木习性，叶2—3—5片聚生枝顶成假轮生状，雄蕊10，子房无毛至有长柔毛或具腺，种子无纹饰，分布中心都在日本，但短萼映山红组有3种（*R. farrerae, R. huadingense, R. mariesii*）产华东、华中、华南，显示这两个亚属在地史上的联系。羊踯躅亚属中的 *R. molle* 和 *R. schlippenbachii*（分布已如上述）染色体 2n＝26，与之亲缘相近的北美7个种染色体也是 2n＝26，雄蕊均为5枚，花均

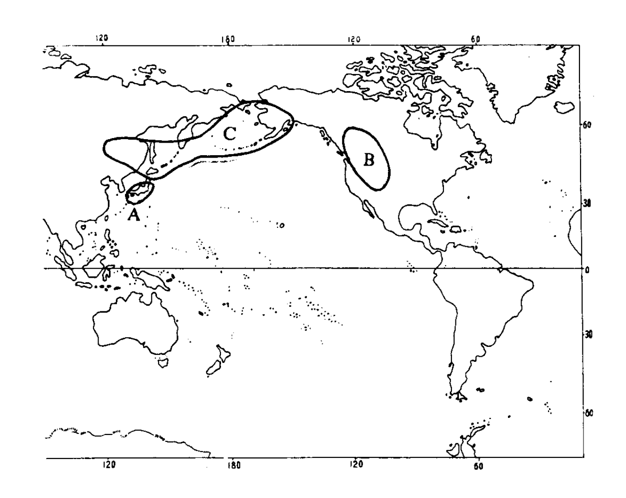


图 7　异蕊杜鹃亚属、纯白杜鹃亚属及云间杜鹃亚属的分布区

Fig.7　The ranges of *Rhododendron* subgen. *A. Mumeazalea*, B. *Candidastrum* and C. *Therorhodion*

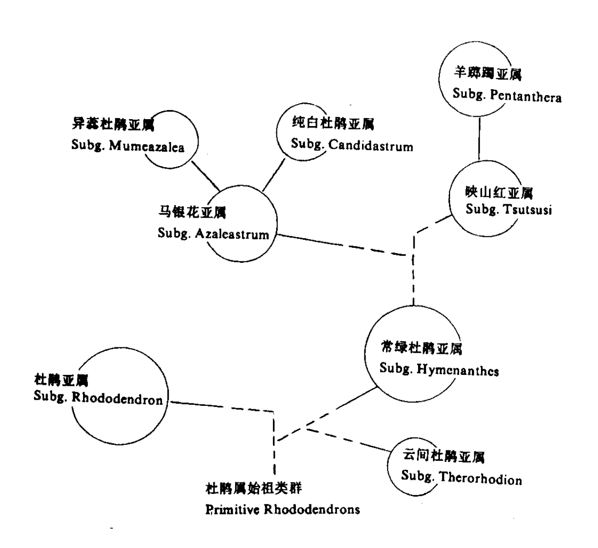


图 8　杜鹃属内各亚属间系统演化关系示意图

Fig. 8　Phylogenetic relationships among 8 subgenera

为黄色、桔黄色或白色、淡红色，显示了地理分布的历史联系。

6. 云间杜鹃亚属　Subg. Therorhodion (Maxim.) Gray

这是一个含 2 个种的小类群[16]，分布区间断于白令海峡两侧，西侧限于亚洲东北，东侧限于北美阿拉斯加海岸、阿留申群岛（图 7）。

这是进化水平比较低特征又很孤立的一小类群，过去曾是单独的 1 个属。适应寒冷，植株矮小，一般 10 cm 高，不超过 20 cm，常绿或落叶，花冠管单侧深裂，其余合生部分也较浅，雄蕊 10，子房 5，花序顶生，花序梗有叶状苞片，染色体 2n＝26，植株通常被具腺柔毛或柔毛。过去系统学家们曾因云间杜鹃花冠管单侧深裂，还认为花芽的内部芽鳞叶状，花序产生在有叶的小枝顶，所以有别于杜鹃属。近些年来则主张归入杜鹃属，理由是云间杜鹃的花、果等特征都是杜鹃属的典型特征，而且认为花仍然出自顶生芽，苞片相当于其他种具有芽鳞，能和杜鹃属的种杂交，已经有和有鳞的 *R. glaucm* 杂交成功的例子。根据这些理由我们也采纳了列入属内作亚属处理的主张。地史资料说明，直到上新世时阿拉斯加和阿留申群岛东部的努尼瓦克岛以北的大面积地区包括楚科奇海均为陆地，亚洲和美洲之间种的交流是不困难的。由此看来，本亚属无疑是 1 个古老的残遗类群，在杜鹃属早期向北分布中，适应了北半球寒冷环境保存下来的第三纪残遗种。

7. 纯白杜鹃亚属 Candidastrum (Sleumer) W. R. et M. N. Philipson

是以 R. albiflorum W. J. Hook 为模式种建立的单型亚属。该种花序侧生，故曾置入马银花亚属，又因落叶习性，花 1—2 朵出自去年生枝上的腋生芽，花下垂，萼片叶状，有具腺流苏，花冠管短于花冠裂片或与之等长，雄蕊 10，蒴果球形为宿存萼片包被，地理分布的孤立而被从中分出[16]。沿北美西部落基山脉分布，产加拿大不列颠哥伦比亚、阿尔伯达，美国西部华盛顿州、俄勒冈州、蒙大那州至科罗拉

表 1 世界各地区杜鹃属分类群种数的比较

Table 1 The comparison of specific numbers of world wide Rhododendron's taxa

亚组／组，种数 亚属 Subg.	世界总种数	亚洲						欧洲	北美洲	大洋洲
		中国			*南亚至西亚地区	**中南半岛至东北亚地区	***东亚至东北亚地区			
		大陆	台湾	海南岛						
常绿杜鹃亚属 Hymenanthes	24／1, 295	24／1, 260	3／1, 5		15／1, 35	15／1, 51	1／1, 4	1／1, 4	1／1, 3	
杜鹃亚属 Rhododendron	34／3／, 498	25／3, 183	1／1, 1		20／3, 46	21／3, 340	5／1, 7	2／1, 4	2／1, 2	1／1, 1
马银花亚属 Azaleastrum	2, 31	2, 29	1, 2	1, 1	1, 1	2, 8	1, 3			
映山红亚属 Tsutsusi	2, 113	2, 68	2, 13	1, 1	1, 1	1, 3	2, 32			
羊踯躅亚属 Pentanthera	4, 26	2, 2					3, 6	1, 1	2, 18	
云间杜鹃亚属 Therorhodion	1, 2	1, 1					1, 2		1, 1	
纯白杜鹃亚属 Candidastrum	1, 1								1, 1	
异蕊杜鹃亚属 Mumeazalea	1, 1						1, 1			
总数	58／15, 967	49／10, 543	1／7, 21	2, 2	35／6, 83	36／7, 402	6／10, 54	3／3, 9	3／6, 25	1／1, 1

*南亚至西亚地区: 喜马拉雅南麓诸国(尼泊尔、锡金、不丹), 印度, 斯里兰卡, 巴基斯坦, 阿富汗都库什, 黎巴嫩, 土耳其

**中南半岛至东南亚地区: 中南半岛诸国(缅甸、泰国、老挝、越南、柬埔寨、马来亚), 太平洋-印度洋之间诸岛

***东亚至东北亚地区: 日本, 朝鲜, 琉球群岛, 堪察加半岛, 俄罗斯亚洲部分(安中拉-萨彦岭以东), 蒙古

表 2 杜鹃属各分类群在中国境内和世界各地区的种数

Table 2 The specific numbers of Rhododendron's taxa in China and in other regions of the world

	中国种数 / 世界种数	中国																											南亚至西亚	中南半岛至东南亚	东亚至东北亚	欧洲	北美洲	大洋洲
		西藏	云南	贵州	四川	广西	广东	湖南	湖北	河南	台湾	福建	江西	浙江	安徽	江苏	山东	青海	甘肃	陕西	山西	河北	内蒙	辽宁	吉林	黑龙江	香港							
(一) 常绿杜鹃亚属 Subg. Hymenanthes																																		
1. 常绿杜鹃组 Sect. Ponticum																																		
(1) 云锦杜鹃亚组 Subsect. Fortunea	24 / 25	2	8	6	18	6	2	1	5			1	2	1	1					1									1	1				
(2) 耳叶杜鹃亚组 Subsect. Auriculata	2 / 2			1	1	1			1																									
(3) 大叶杜鹃亚组 Subsect. Grandla	9 / 12	6	4		1														1										3	4				
(4) 杯毛杜鹃亚组 Subsect. Falconera	13 / 13	6	18		2																								2	5				
(5) 圆叶杜鹃亚组 Subsect. Williamsiana	2 / 2		1	2	1																													
(6) 弯果杜鹃亚组 Subsect. Campylocarpa	6 / 6	2	3		3					1																			1	2				
(7) 麻花杜鹃亚组 Subsect. Maculifera	13 / 13		4	2	6	4		2	1		3		1	1	1				1	1														
(8) 漏斗杜鹃亚组 Subsect. Selensla	9 / 9	8	7		3																									1				
(9) 粘毛杜鹃亚组 Subsect. Glischra	6 / 7	3	5		1																									5				
(10) 毛柱杜鹃亚组 Subsect. Venatora	1 / 1	1																																
(11) 露珠杜鹃亚组 Subsect. Irrorata	23 / 26	7	17	3	3	1	1	1																					4	9				
(12) 常绿杜鹃亚组 Subsect. Pontica	2 / 12										1														1				4		4	4	3	
(13) 银叶杜鹃亚组 Subsect. Argyrophylla	19 / 19	1	9	7	13			1	2		1			1					1								1							
(14) 树形杜鹃亚组 Subsect. Arborea	4 / 4	3	1	1																									4	1				
(15) 大理杜鹃亚组 Subsect. Taliensia	58 / 58	15	27		29										1			1	3										1	1				
(16) 镰果杜鹃亚组 Subsect. Fulva	2 / 2	2	2		1																									1				
(17) 黄钟杜鹃亚组 Subsect. Lanata	4 / 4	4																											2					
(18) 钟花杜鹃亚组 Subsect. Campanulata	3 / 3	2																	1										2					
(19) 朱红杜鹃亚组 subsect. Griersoniana	1 / 1		1																											1				
(20) 星毛杜鹃亚组 Subsect. Parishia	7 / 9		4		3																								1	3				
(21) 硬刺杜鹃亚组 Subsect. Barbata	6 / 7	5	2																										4	2				
(22) 火红杜鹃亚组 Subsect. Neriiflora	28 / 28	18	24																										2	18				
(23) 光亮杜鹃亚组 Subsect. Fulgensia	3 / 3	3																											1					
(24) 蜜腺杜鹃亚组 Subsect. Thomsonia	15 / 17	12	5		1																								3	5				

续表 2

	中国种数/世界种数	中国																											南亚至西亚	中南半岛至东南亚	东亚至东北亚	欧洲	北美洲	大洋洲
		西藏	云南	贵州	四川	广西	广东	湖南	湖北	河南	台湾	福建	江西	浙江	安徽	江苏	山东	青海	甘肃	陕西	山西	河北	内蒙	辽宁	吉林	黑龙江	香港							
(二) 杜鹃亚属 Subg. Rhododendron																																		
1. 杜鹃组 Sect. Rhododendron																																		
(1) 泡泡叶杜鹃亚组 Subsect. Edgeworthia	3/3	3	2																										2	2				
(2) 有鳞大花亚组 Subsect. Maddenia	31/43	12	19	4	2	3	1	1					1																13	15				
(3) 川西杜鹃亚组 subsect. Moupinensia	3/3		1		3																													
(4) 黄绿杜鹃亚组 Subsect. Monantha	3/4	3	1																										2	1				
(5) 三花杜鹃亚组 Subsect. Triflora	24/25	4	12	2	18				1											1									1	4	1			
(6) 亮鳞杜鹃亚组 subsect. Heliolepida	5/5	1	3		3														1											1				
(7) 北美杜鹃亚组 Subsect. Caroliniana	/1																																1	
(8) 糙叶杜鹃亚组 Subsect. Scabrifolia	8/8		8	2	6																													
(9) 高山杜鹃亚组 Subsect. Lapponica	35/36	5	16		21													4	5	3			1						2	2	1	1		
(10) 杜鹃亚组 Subsect. Rhododendron	/3																															3		
(11) 迎红杜鹃亚组 Subsect. Rhodorastra	2/2								1								1														2			
(12) 怒江杜鹃亚组 Subsect. Saluenensia	3/3	3	3		1																								1	3				
(13) 草莓杜鹃亚组 Subsect. Fragariflora	1/1	1																											1					
(14) 单花杜鹃亚组 Subsect. Uniflora	4/4	4	1																										2	2				
(15) 朱砂杜鹃亚组 Subsect. Cinnabarina	4/4	3	1																										2	1				
(16) 灰背杜鹃亚组 Subsect. Tephropepla	5/5	3	3		2																								2	1				
(17) 帚枝杜鹃亚组 Subsect. Virgata	1/1	1	1																										1					
(18) 照山白亚组 Subsect. Micrantha	2/2			1	1				1								1		1		1	1		1		1					1			
(19) 黄花杜鹃亚组 Subsect. Boothia	7/7	7	4																										3	4				
(20) 茶花杜鹃亚组 Subsect. Camelliiflora	1/1	1																											1					
(21) 苍白杜鹃亚组 Subsect. Glauca	4/6	3	3																										2	4				
(22) 弯柱杜鹃亚组 Subsect. Campylogyna	1/1	1	1																											1				
(23) 灰白杜鹃亚组 Subsect. Genestoeriana	1/1	1	1																											1				
(24) 鳞腺杜鹃亚组 Subsect. Lepidota	2/3	2	1		1																								3	1				
(25) 辐花杜鹃亚组 Subsect. Baileya	1/1	1																											1					
(26) 毛枝杜鹃亚组 Subsect. Trichoclada	6/6	2	5																										1	2				
(27) 西亚杜鹃亚组 Subsect. Afghanica	/1																												1					

续表 2

	中国种数 / 世界种数	西藏	云南	贵州	四川	广西	广东	湖南	湖北	河南	台湾	福建	江西	浙江	安徽	江苏	山东	青海	甘肃	陕西	山西	河北	内蒙	辽宁	吉林	黑龙江	香港		南亚至西亚	中南半岛至东南亚	东亚至东北亚	欧洲	北美洲	大洋洲
2. 越桔杜鹃亚组 Sect. Vireya (1) 拟越桔杜鹃亚组 Subsect. Pseudovireya	18 / 36	3	4	1	1	3	1				1																		1	38				
(2) 管花杜鹃亚组 Subsect. Siphonovireya	/ 7																													7				
(3) 暗色杜鹃亚组 Subsect. Phaeovireya	/ 42																																	
(4) 马亚亚杜鹃亚组 Subsect. Malayovireya	/ 14																													14				
(5) 异型杜鹃亚组 Subsect. Albovireya	/ 14																													14				
(6) 狭管杜鹃亚组 Subsect. Solenovireya	/ 34																													34				
(7) 越桔杜鹃亚组 Subsect. Euvireya	/ 145																													144				1
3. 髯花杜鹃组 Sect. Pogonanthum	17 / 19	9	4		9													3	2										4	2	1			
(三) 马银花亚属 Subg. Azaleastrum 1. 马银花组 Sect. Azaleastrum	18 / 11	2	2	1	2	5																												
2. 长蕊杜鹃组 Sect. Choniastrum	16 / 19	1	6	7		8	7	6	2		1	3	3	4	1					1							2	1	1	5	3			
(四) 映山红亚属 Subg. Tsutsusl 1. 映山红组 Sect. Tsutsusi	78 / 93		6	7	7	24	18	14	1		13	9	5	2													1	1	1	4	16			
2. 短萼映山红组 Sect. Brachycalyx	4 / 28			1	1	2	2	2			1	3	2	2	1																16			
(五) 羊踯躅亚属 Subg. Pentanthera 1. 羊踯躅组 Sect. Pentanthera	1 / 19						1	1	1			1		1	1	1																1	16	
2. 玫红杜鹃组 Sect. Rhodora	/ 2																																2	
3. 具腺杜鹃组 Sect. Visciduly	/ 1																														1			
4. 伞花杜鹃组 Sect. Sciadorhodion	1 / 4																						1								4			
(六) 云间杜鹃亚属 Subg. Therorhodion	1 / 2																						1								2		1	
(七) 白花杜鹃亚属 Subg. Candidastrum	/ 1																																1	
(八) 异蕊杜鹃亚属 Subg. Mumeazalea	/ 1																														1			

多州（图7）。

8. 异蕊杜鹃亚属 Subg. Mumeazalea (Sleumer) W. R. et M. N. Philipson (1982, 1986)

是以 *R. Semibarbatum* Maxim.为模式建立的单型亚属[16]。该种也由于花序侧生曾置入马银花亚属内。落叶灌木，雄蕊二型性是杜鹃属中的异化特征，5枚雄蕊中下面3枚较长，花丝下部略被柔毛，花药较大，上面2枚较短，花丝下部有浓密髯毛，花药较小而近球形，花冠两侧对称，裂片开展，筒部短。产日本本州、四国、九州（图7）。

这两个单型亚属和马银花亚属亲缘相近，除花序侧生这一共同特征外，雄蕊10或5，花丝被毛，花萼裂片显著，有具腺缘毛，花冠筒部短宽，子房被具腺柔毛或具腺刚毛，蒴果卵球形为宿存萼片包围，种子无附属物（马银花亚属和异蕊杜鹃亚属如此），这些特征在马银花亚属中的 Sect. *Azaleastrum* 的某些种如 *R. ovatum, R. leptothrium, R. hongkongense, R. vialii* 中都有存在。据此推测，这两个小类群是杜鹃属向北分布后分别在日本、北美东部特化产生的。

根据以上对属内8个亚属的地理分布、系统位置、进化关系的讨论，试以图8示意。

二、种的世界分布

分析了世界范围内杜鹃种类的地理分布，可以认识世界不同地区种类和特有种类的丰富程度。

1. 世界分布区种数的比较

Takhtajan (1978)将世界植物区系划分为 34 个区系区[17]，1992 年版增加了南非的 Uzambara-Zululand（标定为11区）。而为35个区系区。根据1992年版世界区系分区的顺序，杜鹃属在10个区系区有分布，见图9（图引自 A. Takhtjan, 1992）及表3。

1区　环北方区　共有17种。凡分布以下地区的杜鹃属种类均列入这个区：北极地区、欧洲、土耳其欧洲部分、高加索地区、阿尔泰—萨彦岭—安加拉、贝加尔、蒙古北部、鄂霍次克和白令海之间、堪察加—库页岛。

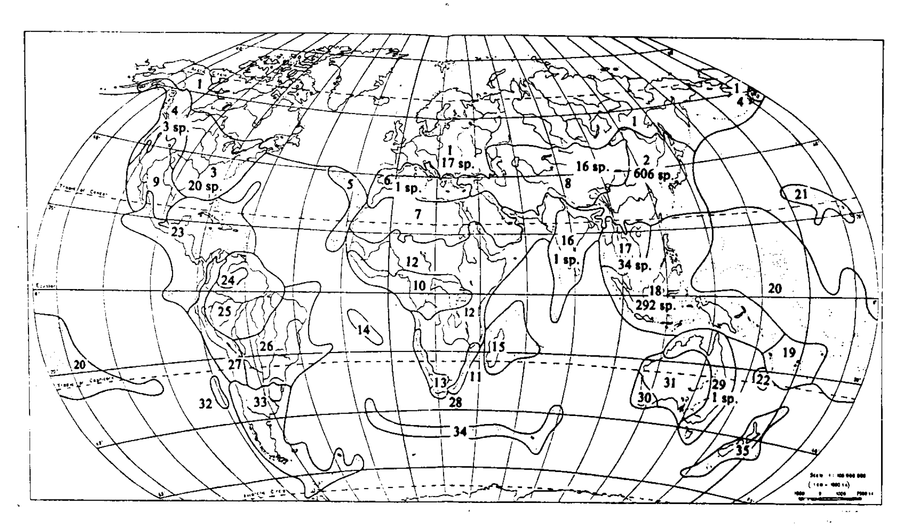


图9　杜鹃属在世界10个分布区的种数（图引自 A. J. Takhtajan, 1992）

Fig.9 The specific numbers of Rhododendron to ten floristic regions of the world

1.环北方区、2.东亚区、3.大西洋北美区、4.落基山区、5.地中海区

8.伊朗-土兰区、16.印度区、17.印度支那区、18.马来西亚区、29.东北澳大利亚区

表 3　各亚属在世界各区系中种数和特有种数的比较

Table 3　The comparison of the specific numbers and endemic specific numbers () of each subgenera in floristic regions of the world

亚属 Subg.	世界总种数	环北方区	东亚区	大西洋北美区	落基山区	地中海区	伊朗土兰区	印度区	印度支那区	马来西亚区	东北澳大利亚区
常绿杜鹃亚属 Hymenanthes	295	5(3)	262(259)	2(2)	1(1)	1(0)	5(0)	1(2ssp.)	10(5sp. lssp.)	3(2)	
杜鹃亚属 Rhododendron	498	8(5)	193(179)	1(1)			11(4)		14(9)	287(287)	1(1)
马银花亚属 Azaleastrum	31		29(25)						6(1)	1(0)	
映山红亚属 Tsutsusi	113	1(0)	112(102)						4(1)	1(0)	
羊踯躅亚属 Pentanthera	26	1(1)	7(7)	17(17)	1(1)						
云间杜鹃亚属 Thcrorhodion	2	2(lssp.)	2(0)								
纯白杜鹃亚属 Candidastrum	1				1(1)						
异蕊杜鹃亚属 Mumeazalea	1		1(1)								
总　数	967	17(9sp. lssp.)	606(573)	20(20)	3(3)	1(0)	16(4)	1(2ssp.)	34 16sp. lssp.	292(289)	1(1)

表内数字: 种数(特有种数)

表 4　中国各分布区种数和特有种数的比较*

Table 4　The comparison of the specific numbers and endemic specific numbers ( ) in each floristic regions of China

	中国总种数	泛北极植物区						古热带植物区
		欧亚森林植物亚区	亚洲荒漠植物亚区	欧亚草原植物亚区	青藏高原植物亚区	中国—日本森林植物亚区	中国-喜马拉雅森林植物亚区	马来西亚植物亚区
常绿杜鹃亚属 Hymenanthes	264(189)				7(2)	40(33)	201(194)	18(13)
杜鹃亚属 Rhododendron	184(118)			2(2)	12(6)	32(20)	146(127)	12(6)
马银花亚属 Azaleastrum	29(21)					24(17)	4(3)	5(2)
映山红亚属 Tsutsusi	82(76)					66(64)		15(12)
羊踯躅亚属 Pentanthera	2(1)					2(1)		
云间杜鹃亚属 Therorhodion	1(0)			1(0)				
总　数	562(405)			3(2)	19(8)	164(135)	351(324)	50(33)

* 各区系区的特有种数由于区系区的范围延伸至国外，所以这个数字不等于中国特有数

2 区　东亚区　共有 606 种。凡分布以下地区的种类均列入这个区：东经 83° 以东的喜马拉雅东部山区诸国（尼泊尔、孟加拉、锡金、不丹）、印度东北部、缅甸东北部、中国大陆的大部分和台湾岛（除去青藏高原、新疆、云南南部热带地区、海南岛、南宁—广州以南地区），向北包括甘肃南部、中国东北

和蒙古东北和东部边境、朝鲜半岛、琉球群岛、日本全境、千岛群岛南部、萨哈林群岛中、南部（51°30′以南）。

3区 大西洋北美区 有20种。凡分布于北美东部沿阿巴拉契亚山脉，北至加拿大东南部的魁北克、新斯科舍省，南至佛罗里达的种类均列入这一区。

4区 落基山区 有3种。凡分布于美国西海岸落基山脉，包括从加拿大西南的不列颠哥伦比亚省、阿尔伯达省至美国的华盛顿、俄勒冈、蒙大拿、科罗拉多、加里福尼亚等州的种类均列入这一区。

6区 地中海区 1种，即 *R. ponticum* L.，此种分布并不限于地中海区，亦见于黎巴嫩、西班牙、葡萄牙、土耳其北部、高加索西部、保加利亚，是一跨区分布的种。

8区 伊朗-土兰区 有16种。属于这一区系单元的种类，是包括那些分布于阿富汗兴都库什东部、克什米尔地区、印度旁遮普邦、中国青海。大部分的种类是在青海。

16区 印度区 有2个亚种，即 *R. arboreum* Smith subsp. *zeyllanicum* (Booth) Tagg 和 subsp. *nilagiricum* (Zenker) Tagg，前者产斯里兰卡，后者产印度南部。

17区 印度支那区 34种。大部分种类集中在中南半岛（除去缅甸东北部），海南岛有2种（*R. hainanense* Merr.，*R. moulmainense* Hook. f.），分布南宁—广州以南的中国大陆及其沿海地带。

18区 马来西亚区 有292种。包括太平洋—印度洋之间诸岛上分布的种类，向东以所罗门群岛为界。

29区 东北澳大利亚区 仅有1种，即 *R. lochae* F. Muell.，产昆士兰的贝林登山。

上述数字表明，东亚区种类最多，马来西亚次之。

2. 世界各分布区特有种数的比较

表3除记录了杜鹃属在10个区系区分布的统计数外，括号内的数字代表各亚属在各区系区的特有种数。该属在地理分布上跨越2个区的种类所占比例很低，特有现象十分突出，在各个区系所占比例都高。

环北方区：特有9种1亚种，占该区总种数的53%；东亚区：特有573种，占该区总种数的95%；大西洋北美区：特有20种，全部是该区特有；落基山区：特有3种，全部是该区特有；地中海区：无特有种；伊朗-土兰区：特有4种，占该区总种数的25%；印度区：有2个亚种，均为该区特有；印度支那区；特有16种1亚种，占该区总种数的47%；马来西亚区：特有289种，占该区总种数的99%；东北澳大利亚区：唯有1种且为该区特有。

3. 中国分布区种数和特有种数的比较

本属8个亚属中，有6个亚属在中国分布，共约有562种，种类最多的是常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属。特有现象也同样突出，约405种，占国有种72%。根据吴征镒教授的区系分区系统[18]，中国植物区系分为2个植物区7亚区23地区。结合杜鹃属的种的分布式样，本文统计到亚区一级，详见表4。可见种类集中在2个亚区，即中国-日本森林植物亚区、中国-喜马拉雅森林植物亚区，两个亚区几乎拥有90%的种类。

讨论至此，可以明确地指出，本属在世界范围内形成两个分布中心，而且都在亚洲，一是中国-喜马拉雅地区，其范围包括中国西南部、缅甸东北部、东喜马拉雅山区的尼泊尔、锡金、不丹和印度东北。另一是东南亚地区，其范围包括散布在太平洋和印度洋之间的大小岛屿，主要有马来半岛、加里曼丹、菲律宾、爪哇、苏门答腊、苏拉威西（西里伯斯）、新几内亚，东达新不列颠岛和所罗门群岛。

进一步说，多度中心或生态中心，即具有对杜鹃属植物最适宜生长的生态条件，因而种类最为丰富的地区，即中国-喜马拉雅地区，分布有351种，占全属种数的36%；东南亚地区分布有291种，占全属种数的30%。

本属的多样化中心（或称演化、特征、分化、地理中心）在中国-喜马拉雅地区，这里不但种类丰

富，而且类群也最为复杂，这些类群基本反映了杜鹃种系演化的各个阶段。在 8 个亚属，15 个组，58 亚组中中国-喜马拉雅地区有 3 亚属，6 组，41 亚组，所以这里不仅是多度中心也是多样化中心。东南亚种类也很丰富，但代表的类群较少，绝大多数的种属于杜鹃亚属的 1 个组(7 个亚组),除此虽还有常绿杜鹃亚属、马银花亚属、映山红亚属但仅有 5 种在此自然生长，且都是亚洲大陆分布而来的后裔，可以说它只是一个多度中心。

三、属的分布类型

本属的两个重要分布中心均地处热带、亚热带[采用 Hansen （引自 R. Good, Geopgraphy of The Flowering Plants, 1974）的区分，赤道两侧 0—15°为赤道带，15—23.5°为热带，赤道两侧 23.5—34°为亚热带]。尽管如此，由于杜鹃属在热带、亚热带范围内的分布几乎都出现在接近温带气候的山区，种的分布无一见于新、旧世界的热带，而且整个属的分布区覆盖在北温带纬度带内直至极地附近（图 1)，因而确定这是一北温带属。

分析上述 8 个亚属的分布，还可以进一步在属内划分以下的分布类型：

北温带分布：常绿杜鹃亚属 Subg. *Hymenanthes;* 杜鹃亚属 Subg. *Rhododendron;* 羊踯躅亚属 Subg. *Pentanthera*

东亚分布：马银花亚属 Subg. *Azaleastrum;* 映山红亚属 Subg. *Tsutsusi*

东亚-北美间断分布：云间杜鹃亚属 *Therorhodion*

北美特有分布：纯白杜鹃亚属 Subg. *Candidastrum*

日本特有分布：异蕊杜鹃亚属 Subg. *Mumeazalea*。

四、可能的起源时间和起源地

根据古植物学家们的研究，最原始的被子植物在侏罗纪至白垩纪过渡期已出现，有花植物的繁衍开始于白垩纪中期，到晚白垩至早第三纪，被子植物已极为兴盛了。对第三纪古植物区系的研究报道较多，已知现代的主要科和属在这个阶段都已形成并开始广泛传播，早第三纪的属大多与现代相同，而且所发现的第三纪时期的种绝大多数和现代种也相似，一些进化水平较高的草本合办花类如唇形科、马鞭草科、菊科、玄参科等在第三纪也都十分发展了[19]。

杜鹃属的起源也离不开历史的时、空背景。第三纪中国古热带植物群的组成中已有杜鹃属的报道，化石记录报道在中国的西藏、四川、云南、日本、北美、欧洲的奥地利、意大利和高加索地区发现，时代均为第三纪中、晚期。与其他被子植物一样，缺乏古新世大化石。所发现化石种与现代种极为相近，如在西藏南木林中新世地层中发现的两种杜鹃化石[20]，一种与日本本州秋田县中新世晚期的化石为同种；另一种定名为南木林杜鹃，与现今分布东喜马拉雅的现代种鳞腺杜鹃 *R. lepidotum* 相似。联系杜鹃属在全球的传布，分布区形成的时代应是在第三纪前期，始祖类群起源的时代估计会是在晚白垩纪至早第三纪的过渡期，这一推断的证据还出于晚白垩纪土仑期植物群中已有杜鹃花科的记录[19]。古植物学研究的进展，必将会不断完善这一认识的。

从整个杜鹃属的现代分布区看，是在全球的森林带范围，就种的个体生态而言，几乎无一例外地依赖于森林环境，没有森林的地方便没有杜鹃，性喜亚热带至温带湿润气候，因此从生态学观点推断，它们的祖先是典型的山地森林成分，它们的适生地是温暖、湿润的森林环境，属内保持有原始或古老性状的类群的现代适生生境亦为亚热带常绿阔叶林。中国西南至中国中部最有可能是杜鹃属植物的起源地，这个地区的古地理环境是它们祖先的适生地，如上述已进行过的讨论，属中最多原始性状的类群都分布

在这个地区，属中演化序列中的代表类群也都和这个地区的种类有渊源。

五、在地球上散布的可能途径和现代分布格局的形成及其原因

从杜鹃属现代分布区的式样分析，始祖类群从东亚发生并繁衍，在第三纪和第四纪向各地扩展得很远。

1. 向北半球北部的传布

由于杜鹃属植物喜温凉的习性，向北半球的传布盛于向南传布。

这里讨论的是欧洲、北美的传布，最北到达了极圈，这里现存的类群有常绿杜鹃亚属（12）常绿杜鹃亚组，有鳞的杜鹃亚属中的（9）高山杜鹃亚组，羊踯躅亚属，云间杜鹃亚属,最能体现欧洲、北美和东亚之间的区系关系。常绿杜鹃亚组全为二倍体，高山杜鹃亚组中仅 *R. lapponicum* 分布于此，也是二倍体。高山杜鹃亚组的分布中心在中国西南。常绿杜鹃亚组和高山杜鹃亚组这两个类群分别表明了杜鹃属早期分化出的两支向北广泛传播，其途径可能向西沿地中海沿岸山系分布到欧洲、时间是喜马拉雅尚未强烈抬升的早上新世；另一条是通过东北亚洲传播到北美，前已述及云间杜鹃亚属的分布式样就是这样形成的。欧洲在很长一个时期中是与北美连接的，早第三纪时欧、美两洲在北部以格陵兰为结合点仍然相连，这一连接在比较晚近时才中断，因此常绿杜鹃亚组在欧洲和北美的传布是很自然的。第三纪末至第四纪中，全球气候变冷、欧洲、北美受冰期气候的影响尤甚，欧洲冰期的雪线下降到 800—1200m，北美山地下降到 1200—1700m，常绿杜鹃亚组的 *R. ponticum* 的化石曾在奥地利的 Insbruck 间冰期地层中发现[21]，而这个种的现代分布区已南退到西班牙、葡萄牙、保加利亚、土耳其北部、高加索西部、黎巴嫩一带了。由于山地冰川的范围比大陆冰川小，当欧美出现大面积大陆冰川时，某些山地局部小环境就成了植物的庇护所，有些种就得以保存下来，一俟间冰期到来，冰川退缩，气候回暖，植物的分布又发生了变化。整个漫长的第四纪冰期、间冰期的轮回，冰川的进退，引起植物种类的南迁北移，许多种灭绝，少数种类发生了适应性变化获得了新生，所以现代的杜鹃种类是冰期后的幸存种。

羊踯躅亚属是一落叶类群，共 26 种，北美最多，有 18 种，东亚至东北亚 5 种，欧洲 1 种，中国仅 2 种，南、北各 1 种。这一群在东亚的种类多为二倍体，在北美的种类除二倍体外还有四倍体种，显然这一群杜鹃在冰期前已沿东亚传布至北美，第四纪在北半球发生了新分化，习性上全为落叶灌木，雄蕊 10，向 5 数演化或 7，5，6 不定数，花冠形态或为漏斗状或管状钟形，或如分布到本属北界的 *R. canadense*（北至加拿大东部的拉布拉多）的花冠演化为属内独特的二唇形。这个亚属通过现今分布中国长江流域等地的羊踯躅 *R. molle*，及如前所述现今分布于东亚东北亚的伞花杜鹃组 Sect. *Sciadorhodion*（4 个种）和起源地的联系便可追寻。

2. 向亚洲西南的传布

印度、斯里兰卡、巴基斯坦、阿富汗地区只有很少的种类。印度南部和斯里兰卡仅产树形杜鹃 *R. arboreum* 的 2 个地区特有亚种，树形杜鹃种群的分布沿喜马拉雅山脉西至克什米尔，东至云、贵，南至泰国。印度古陆很晚才和亚洲相连接，约在第三纪中期，斯里兰卡和印度半岛的隔离约在晚第三纪，由于印度半岛主体部分是干热的德干高原，对杜鹃向南分布形成了天然阻障，只有耐干热的树形杜鹃在此有较强的分布能力，可沿东高止山脉南移，在东南端的泰米尔纳德邦和斯里兰卡产生 2 个地理亚种，均生于海拔 2300 m 左右的山林地区。

杜鹃向西亚的分布较晚，大约发生在喜马拉雅开始抬升时，古地中海退却之后，也就是晚第三纪[22]，是自中国西南山区沿喜马拉雅山区向西分布，杜鹃亚属的 3.髯花杜鹃组，（二）（27）西亚杜鹃亚组，常绿杜鹃亚属的（一）（21）硬刺杜鹃亚组的分布式样，可以作为这一条迁徙路线的东西联系线索。西亚杜鹃亚组是一单型亚组，只有 *R. afghanicum* 1 种，分布阿富汗和巴基斯坦相邻山区，是 1 种低

矮的匍匐灌木，花序明显总状，花柱短于花冠，弯曲，叶片 3—8 cm 长，习性和形态都有其特殊性，但看来与（二）（19）黄花杜鹃亚组有较近的亲缘，后者的分布范围从云南大理，经滇西北、缅甸东北、西藏东南、不丹至印度阿萨姆，看来它们是本属植物向西扩散中分化的类群，其花序总状，花序轴长 2—5 cm，还保留了某种原始性。

3. 向亚洲东南的传布

中南半岛不仅在地理位置上而且在区系成分上与我国南部、西南部从第三纪以来关系都十分密切，因此，杜鹃属从起源地向东南亚的传播，此是一条必由之径。西马来西亚的一些岛屿（指从马来西亚至努沙登加拉群岛、加里曼丹、菲律宾这一地区）与中南半岛的联系在更新世才中断，杜鹃属的迁移路线无疑是从云南高原经中南半岛、马来半岛到达西马来西亚的，尔后在整个马来西亚地区高度繁衍分化，形成了一个新的特有中心。

分布东南亚的杜鹃没有古老种或古老类群，它们的发生地要溯源到中国西南山区。从上述的迁移路线上找到的例证就是越桔杜鹃组 *Vireya* 和露珠杜鹃亚组 *Irrorata*。越桔杜鹃组约 290 余种，归为 7 个亚组[11]，6 个亚组分布仅限在马来西亚，有 1 个亚组拟越桔杜鹃亚组 *Pseudovireya* 分布区由喜马拉雅至台湾至东南亚，这个亚组共 36 种，马来西亚地区有 25 种，约有 14 种产东马来西亚（指巴布亚新几内亚为主的地区、东至所罗门群岛，西有苏拉威西-马鲁古群岛），中国产 10 种（台湾 1 种，西南和两广 9 种），越南 4 种（1 种和云南、广西共有），但中国和越南的种不和马来西亚共有，泰国 1 种 *R. malayanum* 和马来西亚共有，拟越桔杜鹃亚组的种类都是短花冠管类，保持了比较原始的性状，看来它是 7 个亚组中最先到达这个地区的。

根据 P. F. Stevens[10] 的记述，东马来西亚的杜鹃种数高出西马来西亚约 1 倍，苏拉威西-马鲁古群岛有 34 种，巴布亚-新几内亚有 163 种，两地共计 197 种，而西马来西亚有 98 种，这一分布式样成为被子植物逾越"华来士线"的突出例子。在本文第二部分对杜鹃的分布式样一节中已讨论到杜鹃在马来西亚的分布问题，新几内亚岛上山地的大面积升起的时间只不过是更新世，地块显著升高时马来半岛区系成分迅速迁入是可能的，看来越桔杜鹃组这一类群植物较少遗传保守性，有较强的扩展分布能力和高度的适应能力。

4. 向大洋洲的传布

由于大洋洲和南极在被子植物发生前的下侏罗纪和亚洲的直接联系就已隔绝，地理隔离的久远，致使和亚洲区系联系很微弱，杜鹃属仅有 1 个种 *R. lochae* 在昆士兰，为该地特有种，归属于越桔杜鹃组（7）越桔杜鹃亚组 *Javanica* 系，这个系拥有 87 种，西马来西亚 40 种，东马来西亚 47 种，中南半岛 1 种，澳大利亚 1 种，因此它是 1 个种系分化和扩散能力很强的类群，杜鹃属向大洋洲的传布途径，是通过巴布亚-新几内亚而来，在晚第三纪这个岛与大洋洲还保持在同一板块之时就实现了这一迁移，很可能当时的种类不止此种，随着第三纪以来澳大利亚气候的干旱化，杜鹃在这里难于发展，一些种类渐灭绝，分布区愈缩小，致使现在仅有 1 个就地发生的种。

5. 在东亚的分化和传布

所讨论的东亚区（见表 3）依据的是 Takhtajan 的概念。本属植物最重要的分化发展中心是在亚洲东部。从喜马拉雅山区到日本，无论是那一分类等级—亚属、组、亚组还是种，在东亚都是既丰富而又多样，显示出以下特点：（1）类群多样性，有鳞、无鳞而被各式毛被，常绿或落叶，地生或附生，原始或较原始或进化特化的、代表系统演化不同层次的类群均汇集于此；（2）种类的丰富性，共约有 606 种，占全属种数的 62.6%；（3）特有种极多，606 种中 573 种为东亚特有，占地区总种数的 94.5%。

自东亚起源的杜鹃，在整个第三纪从水平方向和垂直方向都发生了强烈的分化和扩展，发生在横断山脉地区至喜马拉雅山区的种系分化和扩展现象更为触目。形成这些现象的直接原因是晚第三纪至第四纪初喜马拉雅造山运动及横断山脉地区的不断抬升，一系列大山系的隆升，使得这一地区的环境复杂

化，成为蕴育新种系的摇篮地，根据表4对中国-喜马拉雅森林植物区的统计，约有351种，其中324种为特有种。

喜马拉雅造山运动大大改变了杜鹃属的分布和扩散[23]。在西藏南木林曾发现属于中新世晚期的化石，其中1种相近于现代分布于小吉隆、聂拉木、墨脱、察隅的鳞腺杜鹃 *R. lepidotum*，另1种可能是常绿杜鹃亚属的，但现代整个属的分布区已完全南移到雅鲁藏布江以南了。据古地理、古植被的研究说明直至晚第三纪，西藏中部和北部仍是森林覆盖。因而推断，杜鹃自川滇起源地向西分布，于第三纪中、晚期雅鲁藏布江南、北已普遍分布，东与四川、云南直到华中、西与南亚、西亚的杜鹃有着连续的分布历史，物种沿喜马拉雅山脉所发生的东、西传布尚是畅通的。第四纪更新世的山脉急剧隆升，山脉的高程成为印度洋季风气流北上的巨大屏障，使整个青、藏高原寒、旱化，自然植被在垂直方向和水平方向发生了演替，杜鹃属的分布区自西向东，从北往南收缩，现在的分布区集中在西藏东南和喜马拉雅山南坡，东部越不过巴青—嘉黎这条森分布的西界，西南止于小吉隆。而现今散生于西藏西端的什布奇、阿富汗的兴都库什、巴基斯坦和克什米尔地区、青海、甘肃南部的杜鹃，应归因于喜马拉雅山脉隆升造成了分布区的破碎，因为这些地方的种类都与起源地区有共同的组或甚至亚组连系。喜马拉雅的隆升，还使杜鹃属的分布从低、中海拔向高海拔地区扩展，高山种类就地应运而生。高山种类有它们的共同特征：习性矮小，叶片较小较厚，通常毛被厚、鳞片密，花少，单花或几朵簇生枝顶，花冠大多浓郁艳丽，深紫、艳红或鲜黄，花基数稳定。有一些高山类群尚属正在分化中的年轻种系，如杜鹃亚属的（24）鳞腺杜鹃亚组，常绿杜鹃亚属的（22）火红杜鹃亚组，它们在藏东南、滇西北的狭窄范围内，一些种内分化了若干变异连续的类型，高山类群的摇篮地是在最接近起源地的横断山脉地区，可以从杜鹃亚属的髯花杜鹃组 *Pogonanthum*，高山杜鹃亚组 *Lapponica*，常绿杜鹃亚属的大理杜鹃亚组 *Taliensia*，火红杜鹃亚组 *Neriiflora*，密腺杜鹃亚组 *Thomsonia* 等高山类群的分布，以及类群之内种与种间的亲缘关系得出这一结论。

横断山（包括缅甸东北）至喜马拉雅特有的亚组有28个之多，常绿杜鹃亚属13个，它们是（3），（4），（8），（9），（10），（16），（17），（18），（19），（21），（22），（23），（24）亚组；杜鹃亚属15个，它们是（1），（4），（12），（13），（14），（15），（17），（19），（20），（21），（22），（23），（24），（25），（26）亚组。特有现象的局部集中，反映出喜马拉雅隆升过程中复杂的生态、地理隔离，杜鹃属在水平或垂直方向分化产生了众多的新分类群。这一地区是常绿杜鹃亚属和杜鹃亚属的分布中心和多样化中心，而其余几个东亚有分布的亚属，在此既没有特有类群也没有特有种。

第四纪以来，全球性气候变冷，川、滇、藏高山冰川的进退，植被在水平地带和垂直方向都发生过移动，对杜鹃的分布以及高山种的分化不无影响。

从化石记录看，向东到达日本的时期不迟于中新世，除化石证据外，古地理资料说明，中新世时日本与东亚大陆发生分离，但直到上新世初，日本南部岛屿仍和大陆相连，物种通过台湾实现迁移是完全有可能的，如马银花亚属的 *R. moulmainense*，中国西南、华南是它的核心地，西至印度阿萨姆，南经中南半岛至马来西亚，东到台湾后向北到日本琉球；这个亚属的 *R. latoucheae* 则是从华中、华东到达日本琉球。映山红亚属与之有共同的迁移路线，台湾有14种，日本有32种，其中仅 *R. simsii* 1种联系着中国大陆、台湾和中南半岛，其余种分布于日本本州、四国、九州、北海道、琉球、小笠原，26种特有，说明映山红亚属在亚洲东北又发生新的分化和特化。有鳞类的杜鹃亚属仅有2种（5）亚组的 *R. keiskei*，（11）亚组的 *R. dauricum* 孤立在日本和东北亚，这一亚属向东北亚洲分布的仅还有3个种：（18）亚组的 *R. micranthum*，（11）亚组的 *R. mucronulatum*，（9）亚组的 *R. burjaticum*，这些是杜鹃亚属向北分布的种类经受第四纪冰期严寒气候袭击后的残存种，有的自身有了适应性演变而成落叶种，如上述（11）亚组的2个种。东北亚的杜鹃区系成分和西南山区杜鹃有共同的亚属、亚组，但几乎没有共同的种，反映出第三纪至第四纪古地理、古气候对南、北区系形成的影响是十分深远的。

从杜鹃属的全球分布的途径和规律，可以概括现代分布格局的形成取决于三方面的原因：时间和空间的历史对植物繁衍、传播起着重要的制约作用，同时还受制于植物种系自身具有的遗传性和对环境强烈变化的反应能力。

致谢　本文承蒙路安民教授审阅和热忱帮助。

参 考 文 献

〔1〕Ammal E K J, Enoch I C, Bridgwater M. Chromosome Numbers in Species of Rhododendron. *The Rhododendron Year Book*, 1950, (5): 78—91.

〔2〕Ammal E K J. Polyploidy in The Genus Rhododendron. *The Rhododendron Year Bood*, 1950, (5): 92—96.

〔3〕Seithe A. Rhododendron Hairs and Taxonomy. Contributions Toward a Classification of Rhododendron. New York: New York Botanical Garden, 1980. 89—115.

〔4〕Hayes S F, Keenan J, Cowan J M. A Survey of the Anatomy of the Rhododendron Leaf in the Relation of the Taxonomy of the Genus. *Notes RBG Edinb*, 1951, **21**(1): 1—34.

〔5〕Philipson W R, Philipson M N. Diverse Nodal Types in Rhododendron. *Journ Arn Arb*, 1968, **49:** 193—224.

〔6〕Philipson M N. Cotyledons and The Taxonomy of Rhododendron. *Notes RBG Edinb*, 1970, **30:** 55—77.

〔7〕闵天禄，方瑞征. 杜鹃属的系统与进化. 云南植物研究，1990, **12**（4）：353—365.

〔8〕Philipson W R. Problems in the Classification of the Azalea Complex. Contributions Toward a Classification of Rhododendron. New York: New York Botanical Garden, 1980. 53—62.

〔9〕Jones K, Brighton C. Chromosome Number of Tropical Rhododendron. *Kew Bull*, 1972, **26**(3): 559-561.

〔10〕Stevens P F. Malesian Vireya Rhododendron-Towards An Understanding of their Evolution. *Notes RBC Edinb*, 1985, **43**(1): 63—80.

〔11〕Sleumer H. Flora Malesiana: Ericaceae. ser. I, 1966, **64**: 496—668.

〔12〕Spethmann W. A New Infrageneric Classification and Phylogenetic Trends in the genus Rhododendron (Ericaceae). *Plant Systenmatics and Evolution*. New York, 1987, **155**(1—2): 9—31.

〔13〕Chamberlain D. F, Rae S J. A Revision of Rhododendron IV Sugenus Tsutsusi. *Edinb J Bot* 1990, **47**(2): 89—200.

〔14〕Argent G C G. Vireya Rhododendrons in Borneo. *Notes RBG Edinb*, 1985, **43**(1): 53—61.

〔15〕胡梅，肖培根. 杜鹃属植物的化学分类学研究. 植物分类学报，1992, **30**（3）：226—238.

〔16〕Philipson W R, Philipson M N. A Revision of Rhododendron Ⅲ. Subgenera Azaleastrum, Mumeazalea, Candidastrum and Therorhodion. *Notes RBG Edinb*, 1986, **44**(1): 1—23.

〔17〕塔赫他间 A.著（黄观程译）. 世界植物区系区划. 北京：科学出版社, 1988，13—281.

〔18〕吴征镒，王荷生. 中国自然地理——植物地理（上册）. 北京：科学出版社, 1983，104—121.

〔19〕中国科学院植物研究所, 南京地质古生物研究所. 中国植物化石（第三册）, 中国新生代植物. 北京：科学出版社, 1978，186—210.

〔20〕李浩敏，郭双兴. 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报, 1976，**15**（1）：7—17.

〔21〕周廷儒, 古地理学. 北京：北京师范大学出版社，1982，169—185.

〔22〕黄汲清，陈炳蔚. 中国及邻区特提斯海的演化. 北京：地质出版社，1987. 48—53.

〔23〕方瑞征，闵天禄. 喜马拉雅山脉的隆升对杜鹃区系形成的影响. 云南植物研究，1981，**3**（2）：147—157.